烟粉虱传播双生病毒的特性及分子机制研究进展

卫 静, 王晓伟, 刘树生*

(浙江大学昆虫科学研究所, 农业部农业昆虫学重点实验室, 杭州 310058)

摘要: 烟粉虱以持久性、可循回的方式传播双生病毒。烟粉虱传毒历经获毒、持毒和传毒 3 个阶段,烟粉虱体内的病毒受体、病毒蛋白以及寄主植物因子都参与了这个过程。本文综述了影响烟粉虱特异性传播双生病毒的因素以及二者的直接和间接互作。烟粉虱传播双生病毒的特异性不仅与烟粉虱隐种和病毒种类有关,还与烟粉虱体内特定的器官或细胞、烟粉虱和病毒的蛋白以及烟粉虱体内的共生细菌有关。在烟粉虱和双生病毒的长期共进化中,病毒可以通过调控烟粉虱和寄主植物的特性而促进其自身的传播。

关键词: 烟粉虱; 双生病毒; 特异性传播; 内共生细菌; 寄主植物

中图分类号: Q965.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2015)04-0445-09

Research progress in geminivirus transmission by whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) and the underlying molecular mechanisms

WEI Jing, WANG Xiao-Wei, LIU Shu-Sheng* (Ministry of Agriculture Key Laboratory of Agricultural Entomology, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: Geminiviruses are transmitted by the whitefly *Bemisia tabaci* in a persistent, circulative manner. Successful transmission of the virus from host to host requires three crucial steps: virus acquisition, retention and transmission. Many factors are involved in this process, including certain proteins from the vectors (*e. g.*, receptors of the virus), viral proteins and host plant factors. In this article, we reviewed the factors that affect the transmission specificities of geminiviruses by whiteflies as well as direct and indirect interactions between whiteflies and geminiviruses. The transmission efficiency of geminivirus depends on a number of variables, *e. g.*, the species of whiteflies and viruses involved, specific organs or cells of whitefly, whitefly and viral proteins, and hidden players like endosymbionts. The long-term association of the virus with the whiteflies and its host plants renders the virus the potential to alter the characteristics of its vector and host to facilitate its transmission.

Key words: Whitefly; geminivirus; transmission specificity; endosymbionts; host plant

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 是一个物种复合体,包括至少 34 个遗传结构差别明显但形态上无法区分的隐种 (De Barro *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012; Boykin and De Barro, 2014)。由于烟粉虱复合体内隐种的分类鉴定和命名尚未完成,本文沿用 De Barro 等(2011)以起源地给不同隐种的命名。一些烟粉虱隐种是重要的农业害虫,尤其是极具入侵性的 Middle East Asia Minor 1 (MEAM1) 隐种(即通常所称的"B 型烟粉虱")以及 Mediterranean (MED) 隐种(即通常所称的"Q 型烟粉虱")。近年来,烟粉虱 MEAM1 和 MED 隐种以其广泛的寄主范围、高的抗药性以及优势行为特性等在世界范围内广泛入侵并逐渐取代本地烟粉虱 (Liu *et al.*, 2007; Luo *et al.*, 2010; Luan *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2013)。烟粉虱主要通过若虫和成虫取食植物汁液、分泌蜜露诱发煤污病及传播植物病毒等方式危害烟草、番茄和棉花等重要经济作物,通过传播植物病毒造成的危害最为严重 (Byrne and Bellows, 1991; 任顺祥等, 2011)。目前发现烟粉虱可以传播 200 多种植物病毒,而其传播的双生病毒科 (Geminiviridae) 的菜豆金黄花叶病毒属 *Begomovirus* 的病毒多达 192 种,这些病毒只能通过烟粉虱传播而扩散,也是危害

基金项目: 国家自然科学基金项目(31390421); 农业产业技术体系(CARS-25-B-08)
作者简介: 卫静, 女, 1988 年生, 安徽六安人, 博士研究生, 从事媒介昆虫学研究, E-mail: weijing0306@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: shshliu@zju.edu.cn
收稿日期 Received: 2015-01-08; 接受日期 Accepted: 2015-04-01

农作物最为严重的一类病毒（Polston *et al.*, 2014）。

双生病毒科病毒是世界范围内广泛发生的一类植物单链环状 DNA（single stranded DNA, ssDNA）病毒，该科有 7 个属 200 多个独立种，病毒粒子为孪生颗粒形态，可以侵染被子植物中的多种重要经济作物，侵染部位大多为植物韧皮部（Fauquet *et al.*, 2003; Fauquet *et al.*, 2008）。目前已发现双生病毒科的 7 个属分别是：玉米线条病毒属 *Mastrevirus*、曲顶病毒属 *Curtovirus*、番茄伪曲顶病毒属 *Topocuvirus*、菜豆金色花叶病毒属 *Begomovirus*、甜菜曲顶病毒属 *Becurtovirus*、曲画眉草条纹病毒属 *Eragrovirus* 和芜菁曲顶病毒属 *Turncurtovirus*（Fauquet *et al.*, 2003; Varsani *et al.*, 2014）。双生病毒根据基因组结构可以分为单组分病毒和双组分病毒（Lazarowitz and Shepherd, 1992）。*Begomovirus* 基因组多为双组分，含有两条 DNA 分子，即 DNA A 和 DNA B，例如番茄斑驳病毒（*Tomato mottle virus*, ToMoV）（Abouzid *et al.*, 1992; Fauquet *et al.*, 2003）。少数为单组分，其基因组结构相当于双组份病毒的 DNA A，例如番茄黄曲叶病毒（*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV）（Navot *et al.*, 1991）。还有部分单组分病毒含有一个卫星 DNA，是双生病毒诱导典型病害症状所必需的，如中国番茄黄曲叶病毒（*Tomato yellow leaf curl China virus*, TYLCCNV）所含有的 DNAβ（Yin *et al.*, 2001）。双生病毒的基因组大小约为 2.5 ~ 3.0 kb，病毒链主要编码外壳蛋白（coat protein, CP）和移动蛋白（movement protein, MP），互补链主要编码与复制转录以及症状决定因子的相关蛋白（Lazarowitz and Shepherd, 1992; Fauquet *et al.*, 2003; Fauquet *et al.*, 2008）。双生病毒通常借助叶蝉 *Eutettix tenellus*、角蝉 *Micrutalis malleifera* 和烟粉虱等昆虫介体以持久性方式传播。*Begomovirus* 主要由烟粉虱传播，*Mastrevirus*, *Curtovirus*, *Becurtovirus* 和 *Turncurtovirus* 主要由叶蝉传播，*Topocuvirus* 主要由角蝉传播，*Eragrovirus* 传播媒介尚未被研究（Varma and Malathi, 2003; Varsani *et al.*, 2014）。近年来，随着昆虫介体在世界各地空前扩展、病毒基因组突变重组以及频繁的人类活动，双生病毒病已在世界范围内许多国家和地区广泛发生和流行，对农业生产造成了巨大的损失（Navas-Castillo *et al.*, 2011）。纠敏等(2005)总结了烟粉虱传播双生病毒特性的研究进展，但当时有关烟粉虱传毒分子机制方面的研究的报道尚很少，本文在此基础上，重点综述了近年来关于烟粉虱传播双生病毒的分子机制以及烟粉虱-双生病毒-植物三者互作及其生理和分子机制的研究进展。

1 烟粉虱传播双生病毒的特异性及其机制

1.1 烟粉虱传播双生病毒的特异性

烟粉虱隐种和双生病毒种类都较多。研究表明，不同烟粉虱隐种或同一烟粉虱隐种不同种群传播同一种双生病毒的效率会存在差异，同一烟粉虱隐种对不同双生病毒或同一双生病毒不同菌株的传播效率也会存在差异。目前已测试的烟粉虱隐种及其种群都可以传播 TYLCV，表明 TYLCV 媒介昆虫较多，这可能是其近年被广泛传播扩散于世界各地的重要原因之一（Varma *et al.*, 2011）。New World 1 烟粉虱传播奇诺德尔番茄病毒（*Chino del tomato virus*, CdTV）的效率是 MEAM1 的 2 倍（Idris *et al.*, 2001）。MEAM1 和 Asia II 3（ZHJ1）烟粉虱均可高效地传播 TYLCCNV，但传播烟草曲茎病毒（*Tobacco curly shoot virus*, TbCSV）的效率较低；另外，MEAM1 和 MED 传播 TYLCV 的效率显著高于 Asia II 1（Li *et al.*, 2010）。MED 和 Asia II 1（ZHJ2）都不能传播 TYLCCNV（Jiu *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2010）。2005 年之前的部分研究也表明，不同地区的烟粉虱对同一病毒的传播效率不同，同一地区的烟粉虱对同一病毒不同菌株的传播效率也会不同（McGrath and Harrison, 1995; Maruthi *et al.*, 2002），由于烟粉虱隐种组成彼时尚未被准确鉴定和命名，这些传毒效率的差异很可能是由于烟粉虱隐种不同造成的。

1.2 烟粉虱传播双生病毒特异性的生理和分子机制

双生病毒的 CP 是目前唯一被证实参与病毒被烟粉虱特异性传播的病毒蛋白，而病毒其他蛋白是否参与尚未被研究（Harrison *et al.*, 2002）。关于双生病毒 CP 对烟粉虱传毒特异性的影响已有综述（Jiu *et al.*, 2005; Ghanim, 2014），这里主要概述近年来有关烟粉虱器官、蛋白以及内共生细菌对其传播双生病毒特异性的影响的相关研究。

1.2.1 影响烟粉虱特异性传播双生病毒的器官： 双生病毒由烟粉虱以持久性可循环（persistent-circulative）的方式传播。当烟粉虱取食带毒的植株时，口针首先穿过植株表皮组织到达韧皮部，分泌唾液使伤口周围的韧皮部组织软化、平滑。迫于植物韧皮部细胞与烟粉虱口针之间的压力差，病毒粒子会随着韧皮部汁液通过口针进入烟粉虱体内，然后

由口针进入消化道,穿过消化道肠壁细胞进入血淋巴,最后随着血淋巴循环进入唾液腺。当烟粉虱再一次取食时,病毒粒子随着唾液腺分泌的唾液侵染到下一植株体内,引起植物病害(Czosnek and Ghanim, 2002; Hogenhout *et al.*, 2008)。病毒能否在烟粉虱体内循环并传播,烟粉虱的中肠和唾液腺起着非常重要的作用。病毒穿过这两个器官的过程中存在 4 个屏障:中肠侵染屏障、从中肠经血淋巴扩散屏障、唾液腺侵染屏障和从唾液腺逃逸屏障(Hogenhout *et al.*, 2008)。研究表明,温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 不能传播 TYLCV 的主要原因是病毒不能穿过其中肠进入血腔(Ohnishi *et al.*, 2009)。番茄曲叶撒丁岛病毒(*Tomato yellow leaf curl Sardinia virus*, TYLCSV)的突变体可以穿过 MEAM1 烟粉虱的中肠进入血腔,随血淋巴循环进入唾液腺,却不能穿过唾液腺,即唾液腺逃逸屏障,因而不能被 MEAM1 烟粉虱传播(Caciagli *et al.*, 2009)。MED 烟粉虱可以高效地传播 TYLCV,但是不能传播 TYLCCNV;而对于这两种病毒,MEAM1 烟粉虱均可以高效地传播(Jiu *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2010)。通过荧光原位杂交和免疫荧光技术分别定位 TYLCV 和 TYLCCNV 的 DNA 及 CP 在 MEAM1 和 MED 烟粉虱中肠和唾液腺中的分布,同时收集携带病毒烟粉虱的唾液发现,MED 不能传播 TYLCCNV 的主要原因是,TYLCCNV 只能进入 MED 唾液腺的边缘区域,而不能进入唾液腺中间区域沿唾管分布的细胞,因此不能随唾液一起分泌出来;而可经 MEAM1 和 MED 两者传播的 TYLCV,则可以进入这两种烟粉虱唾液腺中间区域沿唾管分布的细胞(Wei *et al.*, 2014)。

1.2.2　参与病毒循环传播的烟粉虱蛋白:双生病毒能否被烟粉虱传播取决于其是否可以成功穿过烟粉虱各个组织直至突破唾液腺屏障。在此过程中,病毒的蛋白会与烟粉虱体内的一些蛋白发生互作,这些互作对病毒的传播可能有利也可能有害。Ohnesorge 和 Bejarano(2009)利用酵母双杂交技术,发现 MED 烟粉虱体内的热激蛋白(heat shock protein, HSP)家族的 HSP16 与 TYLCSV CP 的第 47 – 66 位氨基酸区域互作,而 HSP16 对病毒的传播是否有利尚不清楚。利用基因芯片技术研究 MEAM1 烟粉虱获取 TYLCV 后基因表达的变化发现,烟粉虱的 HSP70 基因表达显著上调,通过免疫共沉淀、病毒铺覆蛋白印迹以及荧光共定位病毒 CP 和 HSP70 在烟粉虱中肠的分布等方法,发现二者在体内和体外都可以发生互作,而且这种互作关系对病毒的传播是不利的(Götz *et al.*, 2012)。目前报道的与双生病毒 CP 互作的烟粉虱蛋白还甚少,更多二者的互作关系有待于发现。

2　内共生细菌对烟粉虱传毒的影响

目前已报道烟粉虱体内有 1 种原生共生细菌和 7 种次生共生细菌(Chiel *et al.*, 2007; Bing *et al.*, 2013b)。原生细菌是烟粉虱存活所必需的,烟粉虱不同隐种及同一隐种不同种群可能含有不同的次生共生细菌(Bing *et al.*, 2013a, 2013b)。已发现烟粉虱次生共生细菌在其传播植物病毒的过程中起着重要的作用。MEAM1 烟粉虱次生共生细菌 *Hamiltonella* 分泌的分子伴侣蛋白 GroEL 可以与 TYLCV 的 CP 互作,当缺少这种互作时,烟粉虱传播 TYLCV 的能力显著下降,说明这种互作对病毒的传播是有利的(Gottlieb *et al.*, 2010)。烟粉虱体内的 *Arsenophonus* 分泌的 GroEL 蛋白也与 CLCuV 的 CP 互作(Rana *et al.*, 2012)。检测 TYLCV 和 *Hamiltonella* 在田间采集的烟粉虱体内的分布发现,雌虫的带毒率和 *Hamiltonella* 的侵染率远高于雄虫,另也有报道雌虫的传毒效率高于雄虫,说明 *Hamiltonella* 可能也助长了病毒病在田间的发生与流行(Czosnek *et al.*, 2001; Ferrari and Vavre, 2011)。Su 等(2013)报道,利用利福平处理建立了无 *Hamiltonella* 的 MED 烟粉虱种群,通过对无 *Hamiltonella* 的 MED 烟粉虱种群和含有 *Hamiltonella* 的 MED 种群进行比较实验,推论 *Hamiltonella* 对 MED 烟粉虱获取、存留以及传播 TYLCV 有显著促进作用。然而,在 Su 等(2014)的研究中,采用利福平仅处理母代烟粉虱并未获得稳定遗传的无 *Hamiltonella* 的烟粉虱种群,而其试验中所用到的"无 *Hamiltonella* 的烟粉虱种群"供试前几代及当代都经过了利福平处理,即使这样连续处理,烟粉虱体内仍有 *Hamiltonella* 存在,因此该方法用于比较试验能否确定共生细菌的功能存在明显疑问。有关抗生素处理对烟粉虱生物学特性的影响,不同研究所报道的结果差异明显(Ruan *et al.*, 2006; Ahmed *et al.*, 2010; Su *et al.*, 2013),引起这些差异的原因目前尚不清楚。因此,通过抗生素处理来获得无特定共生细菌的烟粉虱种群,进而通过比较携带和不携带特定共生细菌的烟粉虱种群的生物学表现来探明共生细菌的功能,这一方法是否可行还有待于验证。

近期另一研究发现,MEAM1 烟粉虱体内的 *Rickettsia* 也对 TYLCV 的流行起到重要作用(Kliot *et al*., 2014)。在遗传背景相同的情况下,携带 *Rickettsia* 的 MEAM1 烟粉虱在获毒能力、持毒能力以及传毒效率方面都显著高于不带 *Rickettsia* 的烟粉虱,而且证实 TYLCV 在携带 *Rickettsia* 烟粉虱肠道的滤室部位富集,这被认为是其传毒效率高于未携带 *Rickettsia* 烟粉虱的原因(Kliot *et al*., 2014)。另外,研究表明携带 *Rickettsia* 的入侵 MEAM1 隐种烟粉虱与未携带 *Rickettsia* 的烟粉虱个体相比,后代数量更多,存活率更高,发育历期更短,后代雌性比例也更高(Himler *et al*., 2011)。显然,MEAM1 烟粉虱的大量增殖,将更利于 TYLCV 的传播。

3 双生病毒对烟粉虱生命活动的直接影响

3.1 双生病毒对烟粉虱存活和产卵的影响

通常双生病毒对烟粉虱的存活和产卵的影响会因烟粉虱隐种和病毒种类的不同而出现不利、有利或无影响 3 种情况。携带 TYLCV 的 MEAM1 烟粉虱的死亡率是未带毒个体的 1.5~1.8 倍,短时间(1 d)内二者产卵率没有显著差异,但经过较长时间(3 或 7 d),携毒个体的产卵率则显著低于未带毒个体(Czosnek *et al*., 2001)。MEAM1 和 Asia II 3 烟粉虱携带 TYLCCNV 后,与不带毒个体相比,寿命缩短,产卵量下降(Jiu *et al*., 2007)。韩国的 MED 烟粉虱携带 TYLCV 后,寿命比不带毒个体短 10 d,而且对高低温的抵抗能力降低,在 4℃ 低温和 35℃ 高温的处理下,带毒个体的死亡率显著高于不带毒个体(Pusag *et al*., 2012)。Pan 等(2013)也发现,携带 TYLCV 的 MEAM1 烟粉虱的存活率和雌虫寿命显著低于不带毒个体,体型也相对较小,但携带 TYLCV 的 MED 烟粉虱的存活率显著高于不带毒个体,体型没有显著变化,雌虫寿命以及发育历期也相对较长。携带 ToMoV 的 MEAM1 烟粉虱的产卵量显著高于不带毒的个体(McKenzie, 2002)。Jiu 等(2007)发现,携带 TbCSV 的 MEAM1 烟粉虱的产卵量比不带毒个体高。MED 烟粉虱携带从地中海分离出来的 TYLCV 后,若虫发育历期比不带毒的烟粉虱要短,雄虫的寿命也变得更长(Maluta *et al*., 2014)。Matsuura 和 Hoshino(2009)发现,MED 烟粉虱携带从日本分离出来的 TYLCV 后,其存活率以及产卵率与不带毒烟粉虱相比没有显著差异,只与虫口密度有关。

3.2 双生病毒对烟粉虱取食行为的影响

烟粉虱在取食植物汁液的过程中传播双生病毒,而病毒会通过直接或间接影响烟粉虱取食行为而对自身的传播产生有利或不利的作用。研究发现,携带 TYLCV 的 MEAM1 或 MED 烟粉虱取食未感病的番茄时,取食的次数和分泌唾液的时间比不带毒的个体更多和更长;未携带病毒的 MEAM1 和 MED 烟粉虱在取食感染 TYLCV 的番茄时,口针刺探次数比取食未感病植物时更多更频繁,而且分泌唾液的时间以及取食的总时间变得更长,从而更有利于病毒的传播(Liu *et al*., 2013)。比较携带 TYLCV 的 MEAM1 和 MED 烟粉虱在未感病番茄植株以及不带毒烟粉虱在感染 TYLCV 的番茄植株上的取食行为发现,MED 烟粉虱分泌唾液以及吸食韧皮部汁液的时间要长于 MEAM1 烟粉虱(Liu *et al*., 2013)。西班牙的 MED 烟粉虱携带 TYLCV 后,在植物叶片上的运动次数变少,运动速度变慢,然而吸食韧皮部汁液的次数更频繁,分泌唾液的时间也更长,这种由病毒导致的烟粉虱取食行为的改变可能有利于 TYLCV 的传播(Moreno-Delafuente *et al*., 2013)。韩国的 MED 烟粉虱携带 TYLCV 后,翅膀震动的次数、腿部的移动、身体的晃动以及移动位置的频率都高于不带毒烟粉虱;利用膜饲喂装置研究 MED 烟粉虱的刺探频率发现,携带 TYLCV 的个体刺探频率显著高于不带毒的个体,说明 TYLCV 改变了 MED 烟粉虱的取食行为(Jahan *et al*., 2014)。携带 TYLCCNV 的 MEAM1 烟粉虱在病毒非寄主植物棉花上的取食行为与未携带病毒的个体相比,刺探次数增多,平均每次刺探时间较短,而且从刺探开始到口针到达韧皮部取食所需时间更长,说明病毒对烟粉虱的取食有直接不利影响;与在未感病烟草上取食的携带 TYLCCNV 的 MEAM1 烟粉虱相比,携带 TYLCCNV 的个体在感病烟草上取食时,烟粉虱口针到达韧皮部时间变短,取食时间变长,说明烟草感病对携带病毒的烟粉虱取食有利(He *et al*., 2015)。

3.3 双生病毒侵染对烟粉虱基因表达的影响

烟粉虱获取病毒之后,一方面病毒会激活烟粉虱的体内的一些免疫反应以及解毒代谢以减轻病毒的不利影响,另一方面病毒会抑制烟粉虱体内的某些免疫反应或者利用烟粉虱体内的某些因子促进其自身的积累和传播。通过转录组学(transcriptome)可以从整体水平上分析病毒侵染之后烟粉虱基因转录的变化,根据这些变化可以进一步研究二者之间是如何博弈的。利用 Illumina 测序技术研究

MEAM1 烟粉虱携带 TYLCCNV 后的基因表达变化表明，烟粉虱体内 1 606 个基因的表达发生了变化，其中 840 个基因表达上调，766 个基因表达下调；根据这些基因的功能归类发现，TYLCCNV 侵染干扰了烟粉虱的细胞周期以及初级代谢，激活了烟粉虱体内的自噬反应以及抗菌肽形成，对病毒可能产生不利影响；同时病毒的侵染抑制了烟粉虱免疫反应中的丝裂原活化蛋白酶信号通路（mitogen-activated protein kinase，MAPK）以及 Toll 样受体信号通路（toll-like receptor pathway）（Luan *et al.*，2011）。另外，在带毒烟草上烟粉虱体内参与氧化磷酸化通路的基因以及一些表达解毒酶的基因表达下调显著，这些基因表达的下调可以使烟粉虱保存能量，减少消耗，说明烟草带毒后更有利于烟粉虱的存活（Luan *et al.*，2013a）。利用抑制性消减杂交法（suppression subtractive hybridization，SSH）研究 MEAM1 烟粉虱获取 TYLCCNV 后基因表达变化，发现了几个基因可能参与烟粉虱与 TYLCCNV 的互作。例如，一个 26/29 kDa 的蛋白酶可能参与了清除烟粉虱体内外源蛋白的过程，硫酸乙酰肝素硫酸酯酶可能参与了协助病毒进入烟粉虱细胞的过程，*Rickettsia* 的两个基因可能参与烟粉虱应对病毒侵染的过程（Li *et al.*，2011a）。通过基因芯片技术（microarray）研究烟粉虱获取 TYLCV 后中肠基因的表达分析发现 189 个基因表达上调，193 个基因表达下调，这些基因可能影响烟粉虱对病毒的获取、存留及传播，其中发现的可以跟病毒 CP 互作的 HSP70 蛋白对烟粉虱传毒是不利的（Götz *et al.*，2012）。近年来，转录组学已成为研究烟粉虱在感染双生病毒后基因表达变化的重要手段，目前已报道的数据多数是从整体水平上分析病毒侵染之后烟粉虱基因转录的变化，烟粉虱消化道或唾液腺基因的差异表达可能无法通过整个虫体的转录组反映出来，而且病毒在烟粉虱体内循环传播的过程中，可能与烟粉虱消化道以及唾液腺的关系更为密切，因此，结合已报道的烟粉虱唾液腺和消化道的转录组数据（Su *et al.*，2012；Ye *et al.*，2014），对携带病毒烟粉虱的消化道以及唾液腺进行转录组分析将更有利于筛选出与病毒互作的关键烟粉虱基因。此外，结合 3.1 节的实验证据也表明，烟粉虱可能通过体内的免疫反应来清除病毒，同时也消耗了较多的能量，进而对其自身的寿命和产卵也产生了不利的影响，在这个过程中，双生病毒对烟粉虱表现出昆虫病原物的一些特性（Czosnek and Ghanim，2012）。

4　植物介导的双生病毒与烟粉虱互作

4.1　植物介导的双生病毒-烟粉虱互作的多样性

双生病毒-烟粉虱-植物互作关系复杂多样，依据物种组合不同可对烟粉虱种群增长产生有利、中性和偏害作用，这些互作关系的差异主要由不同的病毒、不同的烟粉虱隐种以及不同的寄主植物组合所决定的（Luan and Liu，2010；Luan *et al.*，2014）。相同的病毒-烟粉虱隐种组合，因植物不同会产生不同的互作关系。例如，品种为合作 903 的番茄是否感染 TYLCCNV 对 MEAM1 烟粉虱种群增长速率没有显著影响，若将品种更换为番茄 FA-516 或 FA-189，MEAM1 烟粉虱在感病的番茄植株上产卵量下降，寿命缩短（Liu，2009）。或者将组合中的番茄更换为普通烟后，MEAM1 在感病的烟草上的产卵量大大提高，寿命显著延长（Jiu *et al.*，2007）。另外，MED 烟粉虱在感染 TYLCV 和未感染的番茄（品种：House Momotaro）上种群繁殖率没有差异（Matsuura and Hoshino，2009），在感染 TYLCV 的番茄（品种：合作 903）上的寿命、产卵以及种群增长与在未感病番茄上相比没有显著差异（Li *et al.*，2011b），而在感染 TYLCV 番茄（品种：中杂 9 号）上的存活率、发育历期和产卵量却都显著高于在未感病植株上（Pan *et al.*，2013），在感染 TYLCV 的番茄（品种：Marmande）上的产卵量也高于在未感病植株上的（Maluta *et al.*，2014）。研究也发现，MED 烟粉虱更喜欢在感染 TYLCV 的杂草曼陀罗上取食和产卵，其体长、存活率、寿命以及产卵量都比健康杂草上取食的烟粉虱要长和高，这种间接互惠关系可能有助于 MED 在田间的种群增长以及 TYLCV 的流行（Pan *et al.*，2012；Chen *et al.*，2013）。相同的植物-烟粉虱隐种组合，会因病毒的不同而产生不同的互作关系。例如，MEAM1 烟粉虱在感染 TYLCCNV 和 TbCSV 的普通烟上的寿命比在未感病烟草上分别增加了 7 倍和 6 倍，其产卵量也分别提高了 18 倍和 12 倍，表明 MEAM1 烟粉虱在两种感病植物上的适合度都得到提高，且在感染 TYLCCNV 的植株上的适合度要高于感染 TbCSV 的植株（Jiu *et al.*，2007）。相同的病毒-植物组合，因烟粉虱隐种不同也会产生不同的互作关系。例如，病毒 TYLCCNV 的侵染使 Asia II 3 烟粉虱在番茄（合作 903）上的适合度下降，在感病植株上无法维持种群的增长，而对 MEAM1 烟粉虱的种群增长则没有显著影响（Liu *et*

al., 2009)。双生病毒-烟粉虱-植物三者互作的多样性可能与植物品种、烟粉虱隐种的地理种群或病毒菌株有关。然而,在室内利用某一特定烟粉虱隐种、双生病毒株系及作物的品系所得到的三者互作关系,其生态学意义的大小取决于这三者的组合在田间是否广泛存在,因此结合生产实际也是开展室内研究需重点考虑的因素。

4.2 植物介导的双生病毒-烟粉虱互作的生理和分子机制

烟粉虱是大多数双生病毒在植物间传播的唯一媒介。双生病毒感染植物后,一方面可能会改变植物体内一些对烟粉虱存活不利的因素使烟粉虱存活得更好,从而有利于病毒的传播;另一方面可能渐渐使植物死亡从而迫使媒介昆虫分散至别的寄主植物,也有利于病毒的传播。目前关于植物介导的双生病毒和烟粉虱的间接互作机制的研究仅限于互惠机制,原因之一是因为这种互惠机制主要出现在对生产有重大影响的入侵隐种烟粉虱当中,并且这种间接的互惠有利于入侵隐种在田间的暴发成灾。因此,通过对其互惠机制的研究,将有利于我们通过遗传改造等手段产生新的应对烟粉虱和双生病毒病的防控机制 (Colvin *et al.*, 2006; Gutiérrez *et al.*, 2013; Luan *et al.*, 2014)。Jiu 等(2007)研究发现,入侵隐种 MEAM1 烟粉虱在感染 TYLCCNV 的烟草上的寿命、产卵量和种群密度比在未感病烟草上大大提高了,而本地隐种 Asia II 3 在带毒烟草上的寿命和产卵量与未感病烟草上没有显著差异,说明 MEAM1 烟粉虱与双生病毒通过烟草形成了间接互惠关系,而 Asia II 3 则没有。进一步研究发现,MEAM1 在感染 TYLCCNV 的烟草上吸收了更多的必需氨基酸并减少了糖分的吸收,比在未感病的烟草上吸收的营养更均衡 (Wang *et al.*, 2012)。研究发现,TYLCCNV 的致病蛋白 βC1 直接与植物中的一个重要转录因子 MYC2 互作,阻碍了茉莉酸代谢途径对下游萜类物质合成及相关基因的启动,降低了植物的抗虫性,使得感染 TYLCCNV 的烟草更适合 MEAM1 烟粉虱的存活和生殖 (Zhang *et al.*, 2012; Luan *et al.*, 2013b; Li *et al.*, 2014)。另一研究发现,携带 TYLCV 的 MEAM1 和 MED 烟粉虱取食未感病的番茄叶片时会诱导植物体内水杨酸(salicylic acid, SA)介导的防卫反应,而且 MEAM1 诱导的程度比 MED 强烈,表明携带 TYLCV 的 MED 抑制植物防御反应的能力可能比携带相同病毒的 MEAM1 的强 (Shi *et al.*, 2013);比较番茄植株被携带 TYLCV 的 MED 烟粉虱、携带 TYLCV 的 MEAM1 烟粉虱、不带毒的 MED 烟粉虱和不带毒的 MEAM1 烟粉虱取食后 JA 滴度变化以及对烟粉虱存活和生殖的影响后发现,番茄植株被携带 TYLCV 的 MED 烟粉虱取食后,JA 滴度下降最显著,对烟粉虱的存活和生殖也更有利,这表明携带 TYLCV 的 MED 烟粉虱比不带毒的 MED 以及 MEAM1 烟粉虱对番茄的抗虫性具有更强的抑制作用 (Shi *et al.*, 2014)。

5 结语

烟粉虱与双生病毒之间的互作关系复杂多样,由于烟粉虱隐种和病毒种类众多,不同的病毒和烟粉虱组合可能会产生不同的互作关系,甚至寄主植物品种也会对这种互作关系产生影响,使得植物-烟粉虱-病毒三者的互作关系更为复杂。近些年的研究主要集中在影响烟粉虱传毒的病毒因子和烟粉虱因子,病毒如何影响烟粉虱的生理和行为,以及病毒如何改变寄主植物的生理从而间接影响烟粉虱的行为和适合度等方面,这些研究也都取得了明显的进展。双生病毒在烟粉虱体内的受体是普遍关注的问题,由于研究技术的局限而很难找到。但随着基因组学、蛋白组学以及功能基因组学的快速发展,加之烟粉虱基因组测序正在进行,这些为寻找烟粉虱体内决定其传毒的关键因子以及病毒受体提供了有利条件。探索如何通过干扰这些受体的功能,从而切断病毒的传播,是未来研究的重要方向。烟粉虱取食是传播病毒最重要的方式,而烟粉虱的唾液在烟粉虱取食过程中具有非常重要的作用。已有研究报道,蚜虫利用经唾液腺分泌具有效应子作用的蛋白,即唾液效应因子(salivary effector),来克服植物的防御反应,蚜虫在取食时,这些唾液效应因子可能参与蚜虫传播植物病毒的过程 (Hogenhout and Bos, 2011)。烟粉虱的唾液效应因子可能也参与了双生病毒的传播过程,而这块研究尚属空白,可以参考唾液在蚊传病毒以及蜱传病毒中的研究思路进行深入探讨 (Nuttall and Labuda, 2004; Schneider and Higgs, 2008)。烟粉虱体内共生细菌对病毒传播的影响也不清楚,目前通过抗生素处理无法获得稳定遗传的无特定共生细菌的烟粉虱种群,也无法排除抗生素对烟粉虱的副作用。因此,可以通过野外调查,筛选出同一烟粉虱隐种具有不同共生细菌种类的种群,用于研究特定共生细菌对烟粉虱传毒的影响,最终可以通过人为调控影响病毒传播的关键共

生细菌种类从而阻断病毒的传播。此外，病毒侵染烟粉虱后激活了烟粉虱体内的免疫反应，而病毒如何突破烟粉虱的免疫反应并被成功传播的机制尚少有研究。目前，从 mRNA 水平研究烟粉虱取食双生病毒后基因表达差异的研究较多，然而大部分研究只是报道根据数据分析发现的现象以及对这些现象的推测性解释，缺乏深入的实验验证和对重要现象的分子机制的探索，今后这方面的研究也需要对现象的机制进行深入解析。因为烟粉虱和病毒种类都较多，烟粉虱传毒机制因不同的病毒和烟粉虱组合会有所差异，今后也需要对不同的组合进行比较研究。烟粉虱传毒是一个烟粉虱、病毒和寄主植物互作的过程，综合利用基因组学、代谢组学、反向遗传学以及生态学等多种手段，研究烟粉虱-植物、烟粉虱-病毒以及植物-病毒的互作，可以帮助我们深入理解烟粉虱的传毒机制，并找到参与病毒传播的关键蛋白和受体，从而为防治烟粉虱以及防止双生病毒病的流行提供新思路。

参考文献（References）

Ahmed MZ, Ren SX, Xue X, Li XX, Jin GH, Qiu BL, 2010. Prevalence of endosymbionts in *Bemisia tabaci* populations and their *in vivo* sensitivity to antibiotics. *Curr. Microbiol.*, 61(4): 322-328.

Bing XL, Ruan YM, Rao Q, Wang XW, Liu SS, 2013a. Diversity of secondary endosymbionts among different putative species of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Insect Sci.*, 20(2): 194-206.

Bing XL, Yang J, Zchori-Fein E, Wang XW, Liu SS, 2013b. Characterization of a newly discovered symbiont of the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Appl. Environ. Microbiol.*, 79(2): 569-575.

Boykin LM, De Barro PJ, 2014. A practical guide to identifying members of the *Bemisia tabaci* species complex and other morphologically identical species. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2: 45.

Byrne DN, Bellows TSJr, 1991. Whitefly biology. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 431-457.

Caciagli P, Piles VM, Marian D, Vecchiati M, Masenga V, Mason G, Falcioni T, Noris E, 2009. Virion stability is important for the circulative transmission of *Tomato yellow leaf curl Sardinia virus* by *Bemisia tabaci*, but virion access to salivary glands does not guarantee transmissibility. *J. Virol.*, 83(11): 5784-5795.

Chen G, Pan H, Xie W, Wang S, Wu Q, Fang Y, Shi X, Zhang Y, 2013. Virus infection of a weed increases vector attraction to and vector fitness on the weed. *Sci. Rep.*, 3: 2253.

Chiel E, Gottlieb Y, Zchori-Fein E, Mozes-Daube N, Katzir N, Inbar M, Ghanim M, 2007. Biotype-dependent secondary symbiont communities in sympatric populations of *Bemisia tabaci*. *Bull. Entomol. Res.*, 97(4): 407-413.

Colvin J, Omongo CA, Govindappa MR, Stevenson PC, Maruthi MN, Gibson G, Seal SE, Muniyappa V, 2006. Host-plant viral infection effects on arthropod-vector population growth, development and behaviour: management and epidemiological implications. *Adv. Virus Res.*, 67(6): 419-452.

Czosnek H, Ghanim M, 2002. The circulative pathway of begomoviruses in the whitefly vector *Bemisia tabaci* - insights from studies with *Tomato yellow leaf curl virus*. *Ann. Appl. Biol.*, 140(3): 215-231.

Czosnek H, Ghanim M, 2012. Back to basics: are begomoviruses whitefly pathogens? *Journal of Integrative Agriculture*, 11(2): 225-234.

Czosnek H, Ghanim M, Morin S, Rubinstein G, Fridman V, Zeidan M, 2001. Whiteflies: vectors, and victims (?), of geminiviruses. *Adv. Virus Res.*, 57: 291-322.

De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 1-19.

Fauquet CM, Bisaro DM, Briddon RW, Brown JK, Harrison BD, Rybicki EP, Stenger DC, Stanley J, 2003. Virology division news: revision of taxonomic criteria for species demarcation in the family Geminiviridae, and an updated list of begomovirus species. *Arch. Virol.*, 148(2): 405-421.

Fauquet CM, Briddon RW, Brown JK, Moriones E, Stanley J, Zerbini M, Zhou X, 2008. Geminivirus strain demarcation and nomenclature. *Arch. Virol.*, 153(4): 783-821.

Ferrari J, Vavre F, 2011. Bacterial symbionts in insects or the story of communities affecting communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1569): 1389-1400.

Ghanim M, 2014. A review of the mechanisms and components that determine the transmission efficiency of *Tomato yellow leaf curl virus* (Geminiviridae; *Begomovirus*) by its whitefly vector. *Virus Res.*, 186: 47-54.

Gottlieb Y, Zchori-Fein E, Mozes-Daube N, Kontsedalov S, Skaljac M, Brumin M, Sobol I, Czosnek H, Vavre F, Fleury F, Ghanim M, 2010. The transmission efficiency of *Tomato yellow leaf curl virus* by the whitefly *Bemisia tabaci* is correlated with the presence of a specific symbiotic bacterium species. *J. Virol.*, 84(18): 9310-9317.

Götz M, Popovski S, Kollenberg M, Gorovits R, Brown JK, Cicero JM, Czosnek H, Winter S, Ghanim M, 2012. Implication of *Bemisia tabaci* heat shock protein 70 in begomovirus-whitefly interactions. *J. Virol.*, 86(24): 13241-13252.

Gutiérrez S, Michalakis Y, Van Munster M, Blanc S, 2013. Plant feeding by insect vectors can affect life cycle, population genetics and evolution of plant viruses. *Funct. Ecol.*, 27(3): 610-622.

Harrison BD, Swanson MM, Fargette D, 2002. Begomovirus coat protein: serology, variation and functions. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 60(5): 257-271.

He WB, Li J, Liu SS, 2015. Differential profiles of direct and indirect modification of vector feeding behaviour by a plant virus. *Sci. Rep.*, 5: 7682.

Himler AG, Adachi-Hagimori T, Bergen JE, Kozuch A, Kelly SE, Tabashnik BE, Chiel E, Duckworth VE, Dennehy TJ, Zchori-Fein E, Hunter MS, 2011. Rapid spread of a bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias. *Science*, 332(6026): 254-256.

Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46: 327 –359.

Hogenhout SA, Bos JI, 2011. Effector proteins that modulate plant-insect interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 14(4): 422 –428.

Idris AM, Smith SE, Brown JK, 2001. Ingestion, transmission, and persistence of *Chino del tomate virus* (CdTV), a New World begomovirus, by Old and New World biotypes of the whitefly vector *Bemisia tabaci*. *Ann. Appl. Biol.*, 139(1): 145 –154.

Jahan SMH, Lee GS, Lee S, Lee KY, 2014. Upregulation of probing and feeding related behavioral frequencies in *Bemisia tabaci* upon acquisition of *Tomato yellow leaf curl virus*. *Pest Manag. Sci.*, 70 (10): 1497 –1502.

Jiu M, Zhou XP, Liu SS, 2005. Transmission of geminiviruses by whitefly. *Acta Entomol. Sin.*, 49(3): 513 –520. [纠敏, 周雪平, 刘树生, 2005. 烟粉虱传播双生病毒研究进展. 昆虫学报, 49 (3): 513 –520]

Jiu M, Zhou XP, Liu SS, 2006. Acquisition and transmission of two begomoviruses by the B and a non-B biotype of *Bemisia tabaci* from Zhejiang, China. *J. Phytopathol.*, 154(10): 587 –591.

Jiu M, Zhou XP, Tong L, Xu J, Yang X, Wan FH, Liu SS, 2007. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2(1): e182.

Kliot A, Cilia M, Czosnek H, Ghanim M, 2014. Implication of the bacterial endosymbiont *Rickettsia* spp. in the whitefly *Bemisia tabaci* interactions with *Tomato yellow leaf curl virus*. *J. Virol.*, 88(10): 5652 –5660.

Lazarowitz SG, Shepherd RJ, 1992. Geminiviruses: genome structure and gene function. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 11 (4): 327 –349.

Li JM, Ruan YM, Li FF, Liu SS, Wang XW, 2011a. Gene expression profiling of the whitefly (*Bemisia tabaci*) Middle East-Asia Minor 1 feeding on healthy and *Tomato yellow leaf curl China virus*-infected tobacco. *Insect Sci.*, 18(1): 11 –22.

Li M, Hu J, Xu FC, Liu SS, 2010. Transmission of *Tomato yellow leaf curl virus* by two invasive biotypes and a Chinese indigenous biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Int. J. Pest Manag.*, 56(3): 275 –280.

Li M, Liu J, Liu SS, 2011b. *Tomato yellow leaf curl virus* infection of tomato does not affect the performance of the Q and ZHJ2 biotypes of the viral vector *Bemisia tabaci*. *Insect Sci.*, 18(1): 40 –49.

Li R, Weldegergis BT, Li J, Jung CK, Qu J, Sun YW, Qian HM, Tee CS, van Loon JJA, Dicke M, Chua NH, Liu SS, Ye J, 2014. Virulence factors of geminivirus interact with MYC2 to subvert plant resistance and promote vector performance. *Plant Cell*, 26 (2): 4991 –5008.

Liu B, Preisser EL, Chu D, Pan H, Xie W, Wang S, Wu Q, Zhou X, Zhang Y, 2013. Multiple forms of vector manipulation by a plant-infecting virus: *Bemisia tabaci* and *Tomato yellow leaf curl virus*. *J. Virol.*, 87(9): 4929 –4937.

Liu J, 2009. An Investigation on the Interactions of *Bemisia-tabaci*-TYLCCNV-Plant and the Underlying Nutritional Mechanisms. PhD Thesis, Zhejiang University, Hangzhou. [刘剑, 2009. 烟粉虱-中国番茄黄曲叶病毒-寄主植物互作关系与营养机制的研究. 杭州: 浙江大学博士学位论文]

Liu J, Li M, Li JM, Huang CJ, Zhou XP, Xu FC, Liu SS, 2010. Viral infection of tobacco plants improves performance of *Bemisia tabaci* but more so for an invasive than for an indigenous biotype of the whitefly. *J. Zhejiang Univ. Sci. B*, 11(1): 30 –40.

Liu J, Zhao H, Jiang K, Zhou XP, Liu SS, 2009. Differential indirect effects of two plant viruses on an invasive and an indigenous whitefly vector: implications for competitive displacement. *Ann. Appl. Biol.*, 155(3): 439 –448.

Liu SS, Colvin J, De Barro PJ, 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture*, 11(2): 176 –186.

Liu SS, De Barro PJ, Xu J, Luan JB, Zang LS, Ruan YM, Wan FH, 2007. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318(5857): 1769 –1772.

Luan JB, Li JM, Varela N, Wang YL, Li FF, Bao YY, Zhang CX, Liu SS, Wang XW, 2011. Global analysis of the transcriptional response of whitefly to *Tomato yellow leaf curl China virus* reveals the relationship of coevolved adaptations. *J. Virol.*, 85 (7): 3330 –3340.

Luan JB, Liu SS, 2010. Roles of vector-virus-plant interactions in biological invasions. *Biodiv. Sci.*, 18(6): 598 –604.

Luan JB, Wang XW, Colvin J, Liu SS, 2014. Plant-mediated whitefly-begomovirus interactions: research progress and future prospects. *Bull. Entomol. Res.*, 104(3): 267 –276.

Luan JB, Wang YL, Wang J, Wang XW, Liu SS, 2013a. Detoxification activity and energy cost is attenuated in whiteflies feeding on *Tomato yellow leaf curl China virus*-infected tobacco plants. *Insect Mol. Biol.*, 22(5): 597 –607.

Luan JB, Xu J, Lin KK, Zalucki MP, Liu SS, 2012. Species exclusion between an invasive and an indigenous whitefly on host plants with differential levels of suitability. *Journal of Integrative Agriculture*, 11 (2): 215 –224.

Luan JB, Yao DM, Zhang T, Walling LL, Yang M, Wang YJ, Liu SS, 2013b. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecol. Lett.*, 16 (3): 390 –398.

Luo C, Jones CM, Devine G, Zhang F, Denholm I, Gorman K, 2010. Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* biotype Q (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Crop Prot.*, 29(5): 429 –434.

Maluta NKP, Garzo E, Moreno A, Lopes JRS, Fereres A, 2014. *Tomato yellow leaf curl virus* benefits population growth of the Q biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotrop. Entomol.*, 43(4): 385 –392.

Maruthi MN, Colvin J, Seal S, Gibson G, Cooper J, 2002. Co-adaptation between cassava mosaic geminiviruses and their local vector populations. *Virus Res.*, 86(1): 71 –85.

Matsuura S, Hoshino S, 2009. Effect of tomato yellow leaf curl disease on reproduction of *Bemisia tabaci* Q biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on tomato plants. *Appl. Entomol. Zool.*, 44 (1): 143 –148.

McGrath PF, Harrison BD, 1995. Transmission of tomato leaf curl geminiviruses by *Bemisia tabaci*: effects of virus isolate and vector biotype. *Ann. Appl. Biol.*, 126(2): 307 –316.

McKenzie CL, 2002. Effect of tomato mottle virus (ToMoV) on *Bemisia tabaci biotype B* (*Homoptera*: *Aleyrodidae*) *oviposition and adult survivorship on healthy tomato. Fla. Entomol*., 85(2): 367-368.

Moreno-Delafuente A, Garzo E, Moreno A, Fereres A, 2013. A plant virus manipulates the behavior of its whitefly vector to enhance its transmission efficiency and spread. *PLoS ONE*, 8(4): e61543.

Navas-Castillo J, Fiallo-Olivé E, Sánchez-Campos S, 2011. Emerging virus diseases transmitted by whiteflies. *Annu. Rev. Phytopathol*., 49: 219-248.

Navot N, Pichersky E, Zeidan M, Zamir D, Czosnek H, 1991. *Tomato yellow leaf curl virus*: a whitefly-transmitted geminivirus with a single genomic component. *Virol*., 185(1): 151-161.

Nuttall PA, Labuda M, 2004. Tick-host interactions: saliva-activated transmission. *Parasitology*, 129(S): S177-S189.

Ohnesorge S, Bejarano ER, 2009. Begomovirus coat protein interacts with a small heat-shock protein of its transmission vector (*Bemisia tabaci*). *Insect Mol. Biol*., 18(6): 693-703.

Ohnishi J, Kitamura T, Terami F, Honda K, 2009. A selective barrier in the midgut epithelial cell membrane of the nonvector whitefly *Trialeurodes vaporariorum* to *Tomato yellow leaf curl virus* uptake. *J. Gen. Plant Pathol*., 75(2): 131-139.

Pan H, Chu D, Liu B, Shi X, Guo L, Xie W, Carrière Y, Li X, Zhang Y, 2013. Differential effects of an exotic plant virus on its two closely related vectors. *Sci. Rep*., 3: 2230.

Pan H, Chu D, Yan W, Su Q, Liu B, Wang S, Wu Q, Xie W, Jiao X, Li R, Yang N, Yang X, Xu B, Brown JK, Zhou X, Zhang Y, 2012. Rapid spread of *Tomato yellow leaf curl virus* in China is aided differentially by two invasive whiteflies. *PLoS ONE*, 7(4): e34817.

Polston JE, De Barro P, Boykin LM, 2014. Transmission specificities of plant viruses with the newly identified species of the *Bemisia tabaci* species complex. *Pest Manag. Sci*., 70(10): 1547-1552.

Pusag JCA, Hemayet Jahan SM, Lee KS, Lee S, Lee KY, 2012. Upregulation of temperature susceptibility in *Bemisia tabaci* upon acquisition of *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV). *J. Insect Physiol*., 58(10): 1343-1348.

Rana VS, Singh ST, Priya NG, Kumar J, Rajagopal R, 2012. *Arsenophonus* GroEL interacts with CLCuV and is localized in midgut and salivary gland of whitefly *B. tabaci*. *PLoS ONE*, 7(8): e42168.

Ren SX, Qiu BL, Ge F, Zhang YJ, Du YZ, Chen XX, Guo JY, Lin KJ, Peng ZQ, Yao SL, Hu YH, Wang LD, Zhang WQ, 2011. Research progress of the monitoring, forecast and sustainable management of whitefly pests in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(1): 7-15. [任顺祥, 邱宝利, 戈峰, 张友军, 杜予州, 陈学新, 郭建英, 林克剑, 彭正强, 姚松林, 胡雅辉, 王联德, 张文庆, 2011. 粉虱类害虫的监测预警与可持续治理技术透视. 应用昆虫学报, 48(1): 7-15]

Ruan YM, Xu J, Liu SS, 2006. Effects of antibiotics on fitness of the B biotype and a non-B biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Entomol. Exp. Appl*., 121(2): 159-166.

Schneider BS, Higgs S, 2008. The enhancement of arbovirus transmission and disease by mosquito saliva is associated with modulation of the host immune response. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg*., 102(5): 400-408.

Shi X, Pan H, Xie W, Wu Q, Wang S, Liu Y, Fang Y, Chen G, Gao X, Zhang Y, 2013. Plant virus differentially alters the plant's defense response to its closely related vectors. *PLoS ONE*, 8(12): e83520.

Shi X, Pan H, Zhang H, Jiao X, Xie W, Wu Q, Wang S, Fang Y, Chen G, Zhou X, Zhang Y, 2014. *Bemisia tabaci* Q carrying *Tomato yellow leaf curl virus* strongly suppresses host plant defenses. *Sci. Rep*., 4: 5230.

Su Q, Pan HP, Liu BM, Chu D, Xie W, Wu QJ, Wang SL, Xu BY, Zhang YJ, 2013. Insect symbiont facilitates vector acquisition, retention, and transmission of plant virus. *Sci. Rep*., 3: 1367.

Su Q, Xie W, Wang S, Wu Q, Liu B, Fang Y, Xu B, Zhang Y, 2014. The endosymbiont *Hamiltonella* increases the growth rate of its host *Bemisia tabaci* during periods of nutritional stress. *PLoS ONE*, 9(2): e89002.

Su YL, Li JM, Li M, Luan JB, Ye XD, Wang XW, Liu SS, 2012. Transcriptomic analysis of the salivary glands of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 7(6): e39303.

Sun DB, Liu YQ, Qin L, Xu J, Li FF, Liu SS, 2013. Competitive displacement between two invasive whiteflies: insecticide application and host plant effects. *Bull. Entomol. Res*., 103(3): 344-353.

Varma A, Malathi VG, 2003. Emerging geminivirus problems: a serious threat to crop production. *Ann. Appl. Biol*., 142(2): 145-164.

Varma A, Mandal B, Singh MK, 2011. Global emergence and spread of whitefly (*Bemisia tabaci*) transmitted geminiviruses. In: Thompson WMO ed. The Whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) Interaction with Geminivirus-infected Host Plants. Springer Dordrecht Heidelberg London New York. 205-292.

Varsani A, Navas-Castillo J, Moriones E, Hernández-Zepeda C, Idris A, Brown JK, Zerbini FM, Martin DP, 2014. Establishment of three new genera in the family *Geminiviridae*: *Becurtovirus*, *Eragrovirus* and *Turncurtovirus*. *Arch. Virol*., 159(8): 1-11.

Wang J, Bing XL, Li M, Ye GY, Liu SS, 2012. Infection of tobacco plants by a begomovirus improves nutritional assimilation by a whitefly. *Entomol. Exp. Appl*., 144(2): 191-201.

Wei J, Zhao JJ, Zhang T, Li FF, Ghanim M, Zhou XP, Ye GY, Liu SS, Wang XW, 2014. Specific cells in the primary salivary glands of the whitefly *Bemisia tabaci* control retention and transmission of begomoviruses. *J. Virol*., 88(22): 13460-13468.

Ye XD, Su YL, Zhao QY, Liu SS, Wang XW, 2014. Transcriptomic analyses reveal the adaptive features and biological differences of guts from two invasive whitefly species. *BMC Genomics*, 15(1): 370.

Yin QY, Yang HY, Gong QH, Wang HY, Liu YL, Hong YG, Tien P, 2001. *Tomato yellow leaf curl China virus*: monopartite genome organization and agroinfection of plants. *Virus Res*., 81(1-2): 69-76.

Zhang T, Luan JB, Qi JF, Huang CJ, Li M, Zhou XP, Liu SS, 2012. Begomovirus-whitefly mutualism is achieved through repression of plant defences by a virus pathogenicity factor. *Mol. Ecol*., 21(5): 1294-1304.

(责任编辑: 赵利辉)